

CONTRIBUTIONS A L'ÉTUDE DES BRACHIOPODES SPIRIFERIDAE.

I. — EXPOSÉ D'UNE NOUVELLE MÉTHODE D'ÉTUDE DE LA MORPHOLOGIE EXTERNE DES SPIRIFERIDAE A SINUS PLISSÉ.

Par G. GATINAUD.

1. — INTRODUCTION.

La classe des Brachiopodes compte parmi les groupes dans lesquels les caractères internes, depuis quelques décades, jouent un grand rôle dans l'établissement des coupures génériques. Et celles-ci, rendues nécessaires du point de vue pratique par la création d'un très grand nombre d'espèces, ont été particulièrement nombreuses depuis une trentaine d'années. Car déjà à cette époque BUCKMAN, pour les *Rhynchonellidae* et *Terebratulidae* jurassiques, et FREDERICKS (1), pour les *Spiriferidae* et les *Spiriferinae*, ont créé un nombre considérable de genres caractérisés à la fois par des caractères externes et par des caractères internes, ceux-ci étant au moins aussi importants que ceux-là. Du reste certains genres de FREDERICKS ont prêté à critique (2), tant du point de vue des caractères internes que de celui des caractères externes.

En 1931 GRABAU (3) est amené à faire dans la famille des *Spiriferidae* de nouvelles coupures génériques et spécifiques basées surtout sur les caractères externes et en particulier sur le mode de plication du sinus. Celui-ci est étudié suivant une nouvelle méthode utilisée depuis par HUANG (4), CHANG (5), TIEN (6) et SEMIKHATOVA (7) : la méthode des formules et diagrammes siniaux.

Mais TIEN, utilisant les caractères internes, a remanié la systématique de GRABAU, restreignant l'acceptation du sous-genre *Sinospirifer* de GRABAU et créant 2 nouveaux sous-genres : *Tenticospirifer* et *Hunanospirifer*. Il apparaît alors que les diagrammes et les formules de GRABAU ne peuvent servir qu'à distinguer des espèces d'un même genre ou sous-genre et des groupes morphologiques comprenant plusieurs genres ou sous-genres, mais pas les genres ou sous-genres eux-mêmes.

Or il est évident que si 2 genres comme *Cyrtospirifer* et *Sinospirifer* ou comme *Tenticospirifer* et *Hunanospirifer* ne diffèrent guère que par des caractères internes, il devient difficile de classer une espèce dont les échantillons ne se prêtent pas à une étude roentgenographique et sont en trop petit nombre pour qu'on envisage d'en

sacrifier un pour y faire des coupes. En fait ceux qui ont lu ma note (8) sur la position générique du *Spirifer canaliferus* LAMARCK ont vu que j'ai établi cette position générique par une sorte d'appel à l'autorité de TIEN et par une conjecture géographique démentie par le fait que parmi les échantillons du Dévonien de Ferques déterminés par d'ORBIGNY comme *Spirifer verneuili* MURCHISON j'ai trouvé un *Hunanospirifer wangi* TIEN.

Donc, étant donné que les plis de la coquille résultent de l'organisation du manteau qui peut évoluer parallèlement à celle des appareils calcaires internes, il convient de rechercher dans la plication de la coquille et en particulier dans celle du sinus des caractères recoupant ceux fournis par les appareils internes. La méthode de GRABAU s'étant montrée insuffisante sur ce point, j'ai essayé les formules créées par BANCROFT (9) pour l'étude des *Dalmanellacea* ; car ces formules sont d'une autre nature et d'une autre portée que celles de GRABAU ; mais cette méthode se révèle moins féconde pour les *Spiriferidae* que pour les *Dalmanellacea* ; d'autre part étant essentiellement statistique elle requiert pour chaque espèce un nombre d'échantillons, à ce qu'il me semble, au moins égal à 5.

C'est pourquoi j'ai recherché de nouveaux critères qui feront l'objet de cet exposé. Donc, après deux paragraphes consacrés aux formules de GRABAU et de BANCROFT, je passerai en revue ces nouveaux critères : échelons d'apparition et de bifurcation, comptabilité des côtes des secteurs du sinus avec établissement de moyennes et de rapports de moyennes, indices d'apparition et de bifurcation, contre-indices d'apparition, modules de bifurcation, quotients d'apparition, perquotients d'apparition et de bifurcation. Ces critères dont les derniers dénommés se déduisent arithmétiquement des premiers semblent avoir une réelle valeur systématique et nous verrons par les chiffres fournis par plusieurs espèces que *Spirifer canaliferus* LAMARCK doit être maintenu dans le genre *Tenticospirifer*.

2. — LES DIAGRAMMES ET LES FORMULES DE GRABAU.

Voyons en quoi consiste les formules et les diagrammes sinaux de GRABAU. Considérons la fig. 1 qui représente un diagramme sinal, celui du type de *Tenticospirifer canaliferus* LAMARCK, reproduit d'après la figure 2 de ma précédente note, citée ci-dessus. Nous n'avons pas à tenir compte pour le moment des notations écrites au bas du diagramme. Celui-ci est accompagné de 2 formules : celle de GRABAU qui va nous occuper et celle de BANCROFT qui nous occupera au prochain paragraphe.

Le diagramme sinal est une image schématique du sinus, les deux

côtés rectilignes représentant les côtes bordières et le côté curviligne la commissure frontale. Les côtes du sinus sont représentées par des traits : traits forts pour les premières apparues, les côtes primaires qui divisent le sinus en 3 secteurs ; traits fins pour les autres côtes. Les côtes primaires sont généralement les plus fortes du sinus, ce qui permet de les repérer sur un individu dont le crochet est cassé ou usé ; si les côtes primaires ne sont pas plus grosses que les autres et que la moitié seulement du sinus dans le sens de la longueur est abîmé, l'une des 2 côtes primaires est connue et l'on peut considérer comme primaire sa symétrique par rapport au milieu du sinus. Nous voyons ici que les côtes primaires sont

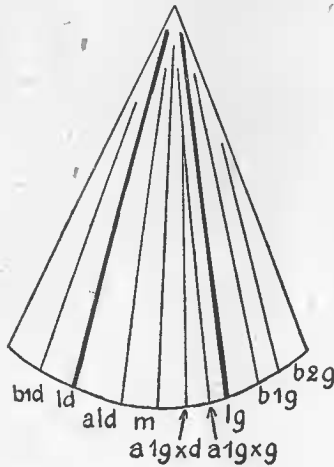


FIG. 1. — Diagramme sinal du type de *Tenticospirifer canaliferus* Lamarck.
 Formule de GRABAU : 1 + 1 + 1 + 1 + 1x + 1 + 2
 — de BANCROFT : 1) m) a1) b1g) b1d) a1gx) b2g

nettement divergentes, laissant place à 3 côtes dont une est bifurquée : GRABAU dit qu'en ce cas le sinus est triplissé (triplicate) ; chez d'autres espèces les côtes primaires sont rapprochées, sub-parallèles, ne laissant place qu'à la seule côte médiane : c'est le type dupliplissé (duplicate) ; enfin chez d'autres espèces il n'y a qu'une seule côte primaire qui est médiane et divise le sinus en 2 secteurs : c'est le type uniplissé (uniplicate) ; ces trois types correspondent à autant de groupes de genres ou sous-genres. Dans le secteur latéral gauche (à droite sur la figure puisque le sinus des *Spiriferidae* appartient à la valve ventrale) nous voyons apparaître 2 côtes, la première plus près de la côte primaire, la deuxième plus près de la côte bordière ; chez d'autres individus apparaissent une

troisième côte encore plus près de la côte bordière et ainsi de suite ; c'est là l'ordre normal d'apparition des côtes des secteurs latéraux ; mais il peut arriver qu'une côte apparaisse dans un ordre différent : par exemple une deuxième côte entre la première et la primaire ou une troisième entre la première et la deuxième : une telle côte est dite intercalaire ; GRABAU l'appelle aussi secondaire alors qu'il ne donne pas de nom aux côtes à succession normale, le terme primaire ayant un sens restreint ; pour éviter une équivoque je donnerai à celles-ci le nom de primitives. Dans le secteur médian les côtes primitives se suivent des primaires au milieu ; les côtes qui apparaissent différemment sont intercalaires. Il y a donc plusieurs sortes de côtes : primaires, primitives, secondaires ou intercalaires de 1^{er} ordre, tertiaires ou intercalaires de 2^e ordre. Nous voyons aussi qu'une des côtes du secteur médian est bifurquée, ce qui peut arriver à n'importe quelle côte primitive ainsi qu'aux primaires et plus rarement aux intercalaires de 1^{er} ordre. La plication du sinus peut donc être plus ou moins compliquée et la médiane qui apparaît ici très tôt peut apparaître tardivement ou même manquer ; c'est par de tels caractères qu'on peut distinguer les espèces d'un même genre ou sous-genre.

Pour établir une formule sinale, on compte les côtes du secteur latéral droit, puis on note la côte primaire droite qu'on représente par la lettre I , on compte les côtes de la moitié droite du secteur médian, on note la côte médiane qu'on représente par le chiffre 1 , et ainsi de suite, tous les termes de la formule étant séparés par le signe $+$. Si une côte manque on peut pour plus de clarté la remplacer par 0 . Les côtes bifurquées sont comptées à part et affectées de la lettre x et l'on compte de même à part les côtes simples qui sont à leur droite et celles qui sont à leur gauche : ainsi si l'on a dans le secteur latéral droit une succession de 2 simples, 1 bifurquée et 2 simples, on écrit : $2 + 1x + 2 + 1 + \dots$ Les côtes intercalaires de 1^{er} ordre sont aussi comptées à part et affectées de la lettre y et l'on compte aussi à part les côtes primitives qui sont à leur droite et celles qui sont à leur gauche. Les côtes intercalaires de 2^e ordre sont affectées de la lettre n . Les intercalaires bifurquées sont notées $1yx$. Si une côte est bifurquée 2 fois, la deuxième bifurcation intéressant par exemple la branche gauche, on représente cette côte par le monôme $\frac{1x}{1+1x}$. Nous devons donc attribuer à notre échan-

tillon que j'appelle A, la formule : $1 + I + 1 + 1 + 1x + I + 2$.

3 autres échantillons de la même espèce faisant partie de la collection d'ORBIGNY et provenant du Dévonien de Bensberg donnent les formules suivantes :

B : 3 + I + 1 + 1 + 1 + I + 3

C : 1 + I + 1 + 1 + 1 + I + 2 (var. *pseudolatistriatus* GATINAUD).

D : 2 + I + 1 + 1 + 1 + I + 1

Les diagrammes sinaux des échantillons B et C ont été donnés dans la figure 3 de ma précédente note, noté dans laquelle la formule de l'échantillon C a été écrite par erreur : $1 + I + 1y + 1 + 1y + I + 2$.

3. — LA MÉTHODE DE BANCROFT.

Les formules de BANCROFT sont, comme je l'ai dit, d'une autre nature et d'une autre portée que celles de GRABAU ; d'une autre nature, car les chiffres de BANCROFT représentent des numéros de côtes tandis que ceux de GRABAU représentent des nombres de côtes ; d'une autre portée car les formules de GRABAU sont pour ainsi dire statiques, strictement morphologiques, représentant la plication du sinus au moment de la mort de l'animal, tandis que les formules de BANCROFT sont dynamiques, morphogénétiques, rendant compte de l'évolution de la plication. En vérité un diagramme sinal correctement établi rend suffisamment compte de l'évolution de la plication. Toutefois la publication de plusieurs formules de BANCROFT pour une espèce serait plus pratique que celle du même nombre de diagrammes sinaux, qui tiendraient trop de place dans une revue telle que celle-ci, ce qui paraît bien si l'on considère que sur les 545 pages de son ouvrage sur les Brachiopodes du Dévonien de Chine GRABAU en a consacré 221 aux Spiriferidae à sinus plissé ! D'autre part il semble que l'importance de certains détails échapperait s'ils n'étaient pas chiffrés.

La plication du sinus des *Spiriferidae* étant très différente de celle des valves des *Dalmanellacea*, nous ne pouvons pas employer les mêmes notations que BANCROFT. En nous reportant à la fig 1 nous définirons les notations qu'il convient d'employer. Les côtes primaires seront désignées par la lettre I comme dans les formules de GRABAU ; celle de droite sera désignée par *Id*, celle de gauche par *Ig*. La côte médiane sera désignée par la lettre *m*. Dans le secteur médian, les autres côtes primitives seront désignées par la lettre *a* et numérotées *a1*, *a2*, etc., en allant des côtes primaires à l'axe du sinus, c'est-à-dire dans leur ordre d'apparition ; celles de droite seront appelées *a1d*, *a2d*, etc. ; celles de gauche *a1g*, *a2g*, etc. ; les côtes intercalaires de 1^{er} ordre seront appelées *ay*, plus précisément *ay1* celles qui s'intercalent entre les primaires et *a1*, *ay2* celles qui s'intercalent entre *a1* et *a2* et ainsi de suite ; celles de droite seront appelées *ay1d*, *ay2d*, etc. ; celles de gauche *ay1g*, *ay2g*, etc. ; les côtes intercalaires de 2^e ordre seront appelées *an*,

plus précisément *an1a* celles qui s'intercalent entre les primaires et *ay1*, *an1b* celles qui s'intercalent entre *ay1* et *a1*, *an2a* celles qui s'intercalent entre *a1* et *ay2*, *an2b* celles qui s'intercalent entre *ay2* et *a2* et ainsi de suite ; les bifurcations seront désignées par *ax*, *a1x*, *a1dx*, *ayx*, *ay1x*, *ay1dx* ; la branche droite sera désignée par la lettre *d* et la gauche par la lettre *g* : dans l'exemple présent : *a1gxd* et *a1gxg*. Dans les secteurs latéraux les côtes primitives seront désignées par la lettre *b* et numérotées *b1*, *b2*, etc., en allant des côtes primaires aux côtes bordières, c'est-à-dire dans leur ordre d'apparition et les notations *b1d*, *b2d*, *b1g*, *by1d*, *bn1ad*, *bn1bd*, *b1dx*, *by1dx*, etc., seront employées suivant les principes énoncés ci-dessus.

Dans les formules les côtes ou bifurcations apparues à des niveaux voisins sont séparées par le signe) qui représente une strie d'accroissement réelle ou théorique ; celles qui sont apparues au même niveau sont séparées par une virgule. Si les 2 côtes d'une même paire apparaissent au même niveau, il n'est pas nécessaire d'écrire par exemple : *a1d*, *a1g* ; il suffit de réunir les 2 côtes sous l'appellation *a1* ; il en est évidemment de même des 2 branches d'une bifurcation. Ainsi les 3 échantillons de *Tenticospirifer canaliferus* LAMARCK que j'ai pu étudier en détail donnent les formules de BANCROFT suivantes :

A : I) m) a1) b1g) b1d) a1gx) b2g.

B : I) b1g) b1d) a1d) a1g) b2g) m) b2d, b3g) b3d.

C : I) m) b1g, a1g) a1d) b1d) b2g.

Ce n'est pas dans ces formules mêmes que réside l'intérêt de la méthode de BANCROFT qui, comme je l'ai dit, est statistique. Pour chaque espèce de *Dalmanellacea* BANCROFT détermine la proportion de cas dans lesquels telle côte apparaît avant telle autre, résultat qu'il exprime en classe de pourcentage, ses classes de pourcentages étant au nombre de 9 :

L1 : 0 à 11 %

M1 : 33 à 44 %

H1 : 66 à 77 %

L2 : 11 à 22 %

M2 : 44 à 55 %

H2 : 77 à 88 %

L3 : 22 à 33 %

M3 : 55 à 66 %

H3 : 88 à 100 %

BANCROFT publie ces résultats statistiques sans publier les formules qui ont servi à les obtenir et qui sont fastidieuses pour les *Dalmanellacea* et aussi pour beaucoup de *Spiriferidae* comme le montrent suffisamment les 2 formules suivantes fournies par les diagrammes siniaux — cas extrêmes il est vrai — des figures du texte 43C (*Platyspirifer paronii* MARTELLI) et 54A (*Cyrtiopsis shensiensis* GRABAU) de l'ouvrage de GRABAU sur les Brachiopodes dévoniens :

43C : Ig) Id) m) mx) b1d) b1g) mxgx) mxdx, Idx) Igx) b2d, mxgxgx
b2g, b1dx) mxdxdx, mxgxdx) b1gx, Idxx) mxgxgxdx)
mxgxgxgx, mxdxgx) mxdxdxgx

54 A : Id) Ig) a1d) a1g) m, b1d) b1g) ay1g) b2) by1, a1dx, mx)
by2d) by3d) by3g, by2g, b3d) b3g) bn3ad, bn2bd) bn1bd)
bn2ad) bn2bg) bn1ad) bn1ag) bn1bg, bn2ag.

Les successions intéressantes chez les *Spiriferidae* sont les suivantes : b2) m ; b3) m ; b2) a2 ; b3) a2 ; b3) a3. Elles sont moins nombreuses que chez les *Dalmanellacea*.

L'application à *Tenticospirifer canaliferus* donne :

b2) m : 1/6 : L2

b3) m : 0/6 : L1

b2d) a2d : 1/3 : M1 ; b2d) a2g : 1/3 : M1 ; b2g) a2d : 3/3 : H3 ; b2g)
a2g : 3/3 : H3

b3d) a2d : 1/3 : M1 ; b3d) a2g : 1/3 : M1 ; b3g) a2d : 1/3 : M1 ; b3g)
a2g : 1/3 : M1

b3d) a3d : 1/3 : M1 ; b3d) a3g : 1/3 : M1 ; b3g) a3d : 1/3 : M1 ; b3g)
a3g : 1/3 : M1

Ces résultats ne sont pas très significatifs, car ils ne concernent que 3 échantillons qui du reste appartiennent à 2 variétés.

(A suivre).

Laboratoire de Paléontologie du Muséum.

BIBLIOGRAPHIE.

1. *Mem. Com. géol.*, n° 156, 1916.
Ann. Soc. paléont. Russie, t. 2, 1918, p. 85-90.
Bull. Acad. Sci. U. R. S. S., t. 20, 1926, p. 393-422.
2. PAECKELMANN. *Neues Jahrb. Miner. Geol. Paleont.*, t. 67, B 1932, p. 164.
3. *Nat. Hist. Central Asia*, vol. 4, 1931, p. 128-176.
Palaeont. sin., s^{1e} B, vol. 3, fasc. 3, 1931, p. 208-358 et 421-492.
Bull. geol. Soc. China, vol. 11, n° 1, 1931, p. 93.
Palaeont. sin., s^{1e} B, vol. 8, fasc. 4, 1936, p. 199-211.
4. *Palaeont. sin.*, s^{1e} B, vol. 9, fasc. 2, 1933, p. 41-43.
5. *Palaeont. sin.*, s^{1e} B, vol. 1, fasc. 3, 1934, p. 11-13.
6. *Palaeont. sin.*, n^{11e} s^{1e} B, n° 4, p. 110-143.
7. *Trav. Inst. paléont.*, t. 12, livre 3, 1941.
Trav. Inst. paléont., t. 12, livr. 4, 1941.
8. *Bull. Mus.*, 2^e sér., t. 20, n° 2, 1948, p. 201-206.
9. *Manchester Lit. Philos. Soc. Mem.*, vol. 72, n° 5, 1928, p. 53-90.
J. Paleont., vol. 19, 1945, p. 181-252.